

EMS 処理で得た大麦変異体の特性と遺伝

I. 半優性葉緑素変異体, glossy sheath 変異体 および滑芒変異体

小 西 猛 朗

人為突然変異体についての遺伝子分析は、たんに変異遺伝子座の染色体上の位置を明らかにするのみならず、突然変異誘発源の変異誘発機構を知る上からも重要である。こうした観点から、著者は EMS (ethyl methanesulfonate) 処理によって得た大麦の変異体について、遺伝子分析を開始した。いままでに、3 種類の変異体に関する若干の新しい知見を得たので、ここに報告する。

稿を草するにあたり、つねに変わぬ御指導を賜った当研究室の高橋隆平教授と安田昭三助教授に謝意を表したい。また、実験遂行上、有益な御助言を下された林 二郎、守屋 勇の両氏と、glossy sheath 遺伝子の検定用系統の種子を心よく譲って下さったコロラド州立大学 土屋 工 教授に感謝する。

材 料 と 方 法

本研究には、半優性葉緑素変異体 (OUM 215)*, glossy sheath の 15 変異体 (OUM 17~31) および滑芒変異体 (OUM 195) を用いた。これらの変異体の大部分は過性、6

第 1 表 供試した連鎖分析用系統と標識遺伝子

系 統 名	染 色 体						
	1	2	3	4	5	6	7
Col. orange	<i>N</i>		<i>Uz, xc</i>	<i>K</i>		<i>o</i>	<i>s</i>
Colsess Ia	<i>N</i>		<i>Uz</i>		<i>B</i>		<i>s</i>
K-gl ₃ -Bl				<i>K, gl₃, Bl, Hs</i>			
黄 麦				<i>yh, Hs</i>			
Kmut 174				<i>f₀, K,</i>			
Nigrinudum		<i>V</i>	<i>Uz</i>		<i>B</i>		<i>s</i>
Orange lemma	<i>N</i>		<i>Uz</i>			<i>o</i>	<i>s</i>
露 82 号	<i>N</i>		<i>Uz, al</i>	<i>Hs</i>			
Smyrna	<i>N</i>	<i>V</i>	<i>Uz</i>				<i>s</i>
V e li R	<i>N</i>	<i>e, V, li</i>	<i>Uz</i>				

* OUM=Okayama University Mutant Accession Number.

条の裸麦品種、赤神力の種子を EMS 水溶液に浸漬処理して誘発されたものである。また、半優性葉緑素変異体 (OUM 215) と glossy sheath 変異体の OUM 19 および 27 の変異体は、赤神力と連鎖分析用系統 L. T. 22 (並性、2 条、有苞、黒色穎、裸性、底刺 C 型、糯性) との交雑種子を EMS で処理して得たものである。

変異体の遺伝子分析には、つぎの方法を用いた。まず、変異体と表型的に類似する既存の系統と交雑し、その F_1 個体の表型によって遺伝子の相同性を検定した。つぎに、第 1 表に示す種々の連鎖分析用系統と交雑し、その F_2 個体について、変異遺伝子と標識遺伝子との独立性を検定した。その中で、連鎖関係の認められたときは、さらに、その連鎖群に属する二つ以上の標識遺伝子をもつ系統と変異体とを交雑し、 F_2 および F_3 を調べ、三点法によって変異遺伝子の座位を決定した。

結 果 と 考 察

1. 半優性葉緑素変異体 (OUM 215)

この変異体の遺伝子分析については、すでに報告した (Takahashi *et al.* 1972 a). その結果を要約すれば、この葉緑素変異は半優性遺伝子 X_a によって支配され、 $X_a X_a$ は幼苗致死の xantha, $X_a x_a$ は生存可能な chlorina, そして $x_a x_a$ は緑色の正常型となる。また、 X_a 遺伝子座は第 1 染色体の長腕上に位置し、既知の短芒遺伝子座 lk_2 よりさらに 35.25 % の組換え価で先端部にあった。そこで、本報では、この変異体の生理的特性、主としてクロロフィル量を調べ、生育温度に対する反応について述べる。

a. 変異体の特性

この変異体の茎葉は黄緑色で、圃場に播種しても完全に越冬し、穂の抽出は良く、稔実も良好であった。そして、幼苗期から成熟直前まで温度の高低にかかわらず、葉はつねに黄緑色を呈し、正常型とたやすく識別できる。

第 2 表 OUM 215 の 3 表型および赤神力と Colseess V の 生葉 1g 中の
クロロフィル量 (15°C, 自然光下)

系 統 名	プロトクロ ロ フィ ル (mg/g) (P)	クロロフィル a (mg/g) (A)	クロロフィル b (mg/g) (B)	計 (mg/g) (T)	P/T (%)	A/B
OUM 215 (正 常)	0.0085	0.7642	0.2646	1.0373	0.82	2.89
〃 (chlorina)	0.0065	0.4507	0.1052	0.5624	1.16	4.28
〃 (xantha)	0.0045	0.0112	0.0065	0.0222	20.27	1.72
赤 神 力 (正 常)	0.0082	0.8798	0.3160	1.2040	0.68	2.78
Colseess V (chlorina)	0.0076	0.4806	0.1649	0.6531	1.16	2.92

そこで、変異体のクロロフィル量を知るために、15°C の自然光下で生育させた幼苗の第 1 葉身中に含まれるプロトクロロフィル、クロロフィル a および b の量をエーテルで抽出する Koski (1950) の方法で測定した。既に述べたように、この変異体の次代系統では親と同じ黄緑色の chlorina 型のほかに、緑色の正常型と黄色で第 1 葉展開後枯死する

xantha 型を分離するので、これら3表型の個体別にクロロフィル量を調べた。また、参考として、chlorina 変異体の一つ、Colsess V と正常型で原材料の交配親である赤神力を加えた。

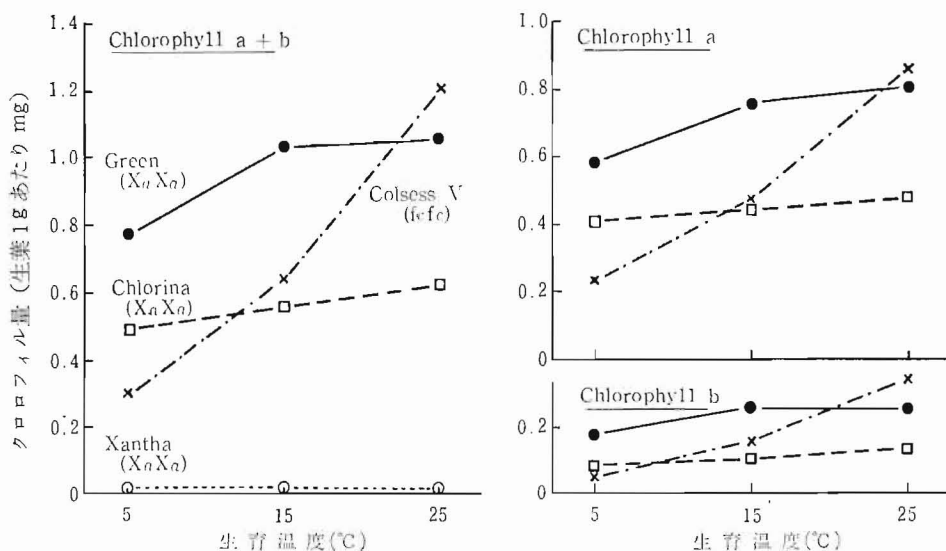
第2表には、これら5種の材料について、生葉 1g あたりのクロロフィル量を mg 単位で示した。まず、OUM 215 の chlorina 型と正常型とを比較してみよう。Chlorina 型のクロロフィル全量は正常型の約半分であり、とくにクロロフィルbの量が少ない。その結果、クロロフィルbに対するクロロフィルaの値 (A/B) は chlorina 型で著しく高くなった。また、クロロフィル全量に対するプロトクロロフィル量の比 (P/T) も、正常型より chlorina 型で高い。つぎに、二つの chlorina 型、OUM 215 と Colsess V とを比較してみると、プロトクロロフィルおよびクロロフィルaの値は類似していたが、クロロフィルb量は OUM 215 で明らかに少なかった。

以上の結果から、OUM 215 の chlorina 型でみられる顕著な特徴は、クロロフィルb量が少ないことである。そして、この葉緑素変異に関与する遺伝子 X_a はクロロフィルbの生成経路の一部を阻止するか、あるいはクロロフィルbを破壊する働きをもつものと解される。

b. 異なる温度条件下でのクロロフィル量の変化

一般に、葉緑素変異体は低温で育てたときほどクロロフィルの生成が悪く、温度反応が顕著であるといわれている。そこで、OUM 215 の xantha, chlorina および 正常の3種の個体と Colsess V を 5, 15 および 25°C の自然光下で育て、第1葉のクロロフィル量の変化を調べた。

第1図から明らかなように、すべての型のクロロフィル量は生育温度が低くなるにつれ



第1図 OUM 215 の3表型個体および Colsees V を異なる温度で育てたときの、第1葉中のクロロフィル量の変化

て減少した。なかでも、Colsess V のクロロフィルの減少量は著しく、5℃で育てたときの第1葉は完全に淡黄化した。一方、OUM 215 の chlorina 型は低温でもクロロフィル量はそれほど低下せず、正常型と似た温度反応を示した。これらの傾向はクロロフィル a および b についても認められた。

このように、OUM 215 の chlorina 型は、いままでに報告された多くの葉緑素変異体とは異なるので、クロロフィル生成機構の研究上、興味ある材料である。

2. Glossy sheath 変異体 (OUM 17~31)

大麦の変異体の中には、葉、葉鞘、稈あるいは穂の表面に臘状物質 (wax) の量が少ないものがある。これらは一見して正常型とたやすく識別でき、あたかも wax がないかのようにみえるので、waxless あるいは *eceriferum* 変異体と呼ばれている。また、wax の少ない部分は光沢があるので、glossy 変異体ともいわれ、さらに詳しく、その部位によって、glossy leaf, glossy sheath および glossy ear 変異体に分けられる。日本の大麦にもこの種の変異体があり、葉に wax が少ないものは水を掛けてもはじかないため、「濡れ葉」、また、葉鞘や稈に wax の少ない変異体は「黄金麦」と、それぞれ呼ばれている。

最近、Lundqvist *et al.* (1968) は人為突然変異によって得た多数の *eceriferum* 変異体を詳しく調べた。その結果によると、wax のまったくない変異体は見当らなかった。そして、wax の形、大きさおよび量は器官や *eceriferum* 変異遺伝子 (*cer*) によって異なる。

第3表 Glossy sheath 変異系統のもつ *gs* 遺伝子の相同性

<i>gs</i> 遺伝子座	wax の多少				<i>gs</i> 遺伝子検定用 系統の原品種	<i>gs</i> 変異系統
	葉	葉鞘	稈	穂		
<i>gs</i> ₁	++	-	-	-	CI 5818	OUM 18, OUM 21, OUM 28 Non-glaucous boots, T. 119 E 72*, E 93, E 121, E 128 E 168, E 330, E 370, E 630 E 670, E 676
	++	±	±	+		坊主大麦
<i>gs</i> ₂	++	-	-	-	Vantage	OUM 19, OUM 25
<i>gs</i> ₃	++	-	-	+	Mars	OUM 23, OUM 27
<i>gs</i> ₄	++	-	-	-	Gateway	—
<i>gs</i> ₅	++	-	++	++	Jotun	岡育3号
<i>gs</i> ₆	++	-	-	±	Domen	OUM 17, OUM 20, OUM 26 黄金麦 E 120, E 426
未 検 定	++	-	-	-	赤 神 力	OUM 22
	++	±	±	±	"	OUM 24, OUM 31
	++	-	-	-	"	OUM 29
	++	±	±	±	"	OUM 30

* E: エチオピア品種番号

り、とくに形は針状、盤状あるいは不整形のものなど様々であった。また、wax の主成分は長い鎖で結合した脂肪属化合物であるといわれている。

a. 変異体の特性

本実験に供試した glossy sheath 変異体は、節間伸長を開始するまでは正常型と何んら変わらないが、穂ばらみ期ごろになると止葉を含めた上位葉の葉鞘の wax が少ないため、たやすく識別できる。しかも、第3表に示すように、変異体の多くは、たんに葉鞘のみならず、稈や穂にも wax が少ない。ただし、 gs_3 遺伝子をもつ Jotun からの glossy sheath 変異体と岡育3号は例外で、葉鞘を除く他の器官の wax 量がほぼ正常型に近い。

b. 変異遺伝子の相同性

EMS 処理によって得た glossy sheath 変異体は OUM 17~31 の15種である。さらに、当研究室で保存されている glossy sheath 系統にはエチオピア産の12系統、日本産の坊主大麦、連鎖分析用の4系統および glossy sheath 遺伝子の明らかな6系統 ($gs_1 \sim gs_6$) がある。そこで、これら変異体および系統の総あたり交雑を行い、 F_1 個体の葉鞘の wax 量を観察し、変異遺伝子の相同性を検定した。

その結果は第3表に示すように、OUM 変異体15のうち、10種は gs_1 , gs_2 , gs_3 あるいは gs_6 のいずれかと相同であった。残りのうち、4種は $gs_1 \sim gs_6$ とは異なる別の遺伝子座の変異であり、しかも、それらは OUM 22, OUM 24 と 31, OUM 29 の3群に分けられることがわかった。なお、残る1種、OUM 30 はすべての交雑種子の胚乳の発育が良いにもかかわらず、胚の形成が極めて悪くて発芽しないため、相同性は未確認である。

エチオピア産の glossy sheath 系統の大部分は gs_1 遺伝子を共有するものであるが、E 120 と 426 は別の遺伝子 gs_6 をもっていた。坊主大麦も gs_1 遺伝子座での変異体であるが、表型的には wax の量が他の変異体より多かった。また、岡育3号と黄金麦は McProud (1971) の結果と同じく、それぞれ gs_3 および gs_6 遺伝子と相同であった。他の連鎖分析用系統、Non-glaucous boots と T. 119 は gs_1 と相同であり、外部形態的にもエチオピア産の系統と類似していた。

c. 変異形質の遺伝

変異形質の遺伝性を知るために、glossy sheath 変異体と第4表に掲げる連鎖分析用系統と交雑し、その F_2 個体について分離状況を調べた。

第4表によれば、各 gs 遺伝子群の F_2 では正常型と glossy sheath 型が 3:1 に分離した。二・三の交雑で分離比に多少の歪みがみられたが、これは F_2 集団を温室で密植栽培したので、glossy sheath 型の一部が枯死したためと考えられる。

以上の結果から、EMS 処理によって誘発された glossy sheath 変異形質は、それぞれ単劣性の遺伝子によって支配されることが判った。なお、既存の $gs_1 \sim gs_6$ とは異なる遺伝子をもつと考えられる変異体については、目下実験中であり、別の機会に報告する予定である。

第4表 Glossy sheath 変異体と連鎖分析用系統との雑種 F₂における gs 形質の分離

gs 遺伝子	交 雑	正常型	gs 型	計	χ^2 (3:1)	P
gs ₁	OUM 18×Col. orange	195	43	238	6.101	0.02>
	" ×黄 麦	316	125	441	2.631	0.2~0.1
	" ×V e li R	247	62	309	4.014	0.05>
	OUM 21×K-gl ₃ -Bl	379	133	512	0.260	0.7~0.5
	K-gl ₃ -gs ₁ ×Kmut 174	439	135	574	0.671	0.5~0.3
gs ₂	OUM 19×Nigrinudum	210	67	277	0.097	0.8~0.7
	" ×Colsess Ia	205	74	279	0.345	0.7~0.5
	" ×Orange lemma	193	72	265	0.665	0.5~0.3
	Smyrna×OUM 19	337	111	448	0.012	>0.9
	露 82号×OUM 25	396	116	512	1.500	0.7~0.5
gs ₃	OUM 23×Nigrinudum	215	70	285	0.029	0.9~0.8
	" ×Colsess Ia	209	81	290	1.329	0.3~0.2
	" ×Orange lemma	207	63	270	0.400	0.7~0.5
	OUM 27×黄 麦	269	66	335	5.016	0.05>
gs ₄	OUM 17×Nigrinudum	204	74	278	0.388	0.7~0.5
	" ×Colsess Ia	221	59	280	2.305	0.2~0.1
	" ×黄 麦	211	55	266	2.652	0.2~0.1
	" ×V e li R	213	65	278	0.388	0.7~0.5
	OUM 20×Nigrinudum	202	78	280	1.219	0.3~0.2
	" ×Colsess Ia	211	68	279	0.059	0.9~0.8
	" ×Orange lemma	215	66	281	0.343	0.7~0.5

d. 変異遺伝子の連鎖関係

Glossy sheath 遺伝子のうち, gs₃~gs₆については連鎖分析の結果が報告されている。すなわち, gs₃は第1染色体上の brachytic 遺伝子 *br* と 24.1%で連鎖し(Walker *et al.* 1963), さらに同群の chlorina 遺伝子 *fc* との組換え価は 2.0%であった(Rasmusson & Lambert 1965)。gs₄は第6染色体上の橙色穎遺伝子 *o* と密接に連鎖している(Walker *et al.* 1963)。また, gs₅は第2染色体上の幅広護穎遺伝子 *e* と 2.5%で連鎖し(Rasmusson & Lambert 1965), gs₆は同じ第2染色体上の短三叉芒遺伝子 *sk* と 9.5%で連鎖していた(Takahashi *et al.* 1972 b)。本報では, 残る gs₁ と gs₂ の連鎖関係について述べる。

gs₁ 遺 伝 子

この遺伝子については, McProud (1971) が第4染色体上の三叉芒遺伝子 *K* と 43.2%で連鎖していると報告した。この組換え価はかなり大きく, 独立遺伝の可能性も考えられるので, さらに同じ染色体上の *K* 遺伝子周辺にある他の遺伝子との連鎖関係を明らかにする必要がある。そこで, 第5表に示すような5種の連鎖分析用系統と gs₁ 遺伝子をもつ変異体と交雑し, それらの F₂ 集団における形質の分離状況を調べた。

第5表によると, gs₁ 遺伝子と第5染色体上の遺伝子との関係は明らかでないが, 他の

六つの染色体上の標識遺伝子とは独立であった。第4染色体についていえば、 gs_1 遺伝子は K 遺伝子と交雑Aで連鎖関係が認められたが、他の2交雑では独立分離を示した。Takahashi *et al.* (1972 a) によれば、 K 遺伝子を中心にして短腕上に *chlorina* 遺伝子 f_0 、長腕上に *glossy leaf* 遺伝子 gl_3 と青粒遺伝子 Bl があり、 K 遺伝子との組換え価はそれぞれ 23.3 %、24.4 % および 34.7 % である。さらに、同染色体上には黄穂遺伝子 yh と葉鞘有毛遺伝子 Hs もある (Takahashi & Hayashi 1966)。そこで、これらの遺伝子と gs_1 遺伝子との関係をみたが、いずれの遺伝子とも独立であった。

第5表 gs_1 遺伝子と種々の連鎖群標識遺伝子との独立分離 (F_2)

染色体	標識遺伝子		交雑*	X		x		計	χ^2_L	P
	X	x		Gs_1	gs_1	Gs_1	gs_1			
1	N	n	A	135	29	60	14	238	0.017	0.9~0.8
			C	110	20	41	8	179	0.001	>0.95
2	E	e	C	172	35	56	16	279	0.736	0.5~0.3
	V	v	C	163	41	65	10	279	1.683	0.2~0.1
	Li	li	C	195	47	52	15	309	0.392	0.7~0.5
3	Uz	uz	A	127	28	68	15	238	0.316	0.7~0.5
			C	195	47	52	15	309	0.392	0.7~0.5
4	F_0	f_0	E	336	103	107	28	574	0.342	0.7~0.5
	K	k	A	136	37	59	6	238	4.484	0.05>
			D	284	102	95	31	512	0.170	0.7~0.5
			E	316	99	121	37	573	0.024	0.9~0.8
	Gl_3	gl_3	E	345	93	96	40	574	3.686	0.1>
	Bl	bl	D	159	62	58	20	299	0.164	0.7~0.5
	Yh	yh	B	242	103	74	22	441	2.086	0.2~0.1
	Hs	hs	B	217	84	99	41	441	0.345	0.7~0.5
			D	294	93	87	38	512	2.000	0.2~0.1
6	O	o	A	161	34	34	9	238	0.674	0.5~0.3
7	S	s	A	153	36	42	7	238	0.151	0.7~0.5

* A=OUM 18×Col. orange B=OUM 18×黄麦 C=OUM 18×V e li R
D=OUM 21×K- gl_3 - Bl E=K- gl_3 - gs_1 ×Kmut 174

以上の結果から、 gs_1 遺伝子は少くとも第4染色体上の三叉芒遺伝子 K をはじめ、上記の6遺伝子とは連鎖していない。したがって、今後、他の連鎖群の標識遺伝子をもつ系統あるいは trisomics との交雑によって、 gs_1 遺伝子座の位置を決めなければならない。

gs_2 遺伝子

この遺伝子の連鎖関係を知るために、 gs_2 遺伝子をもつ変異体と連鎖分析用の6系統を交雑した。第6表には、それらの F_2 集団における形質の分離状況を掲げた。

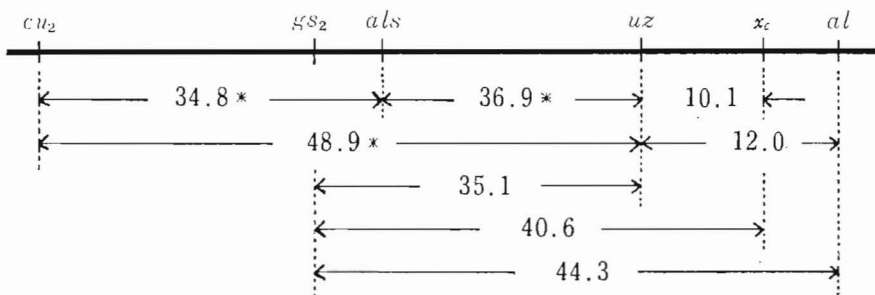
第 6 表 gs_2 遺伝子と種々の連鎖群標識遺伝子との独立分離 (F_2)

染色体	標識遺伝子		交雑*	X		x		計	χ^2_L	P
	X	x		Gs_2	gs_2	Gs_2	gs_2			
1	N	n	B	157	46	48	28	279	6.423	0.01>
			C	143	50	50	22	265	0.705	0.5~0.3
			D	240	83	97	28	448	0.571	0.5~0.3
			E	301	85	95	31	512	0.347	0.7~0.5
			F	145	48	59	12	264	1.946	0.2~0.1
2	V	v	A	147	51	63	16	277	1.043	0.5~0.3
			D	253	79	84	32	448	0.671	0.5~0.3
4	K	k	B	159	53	46	21	279	1.036	0.5~0.3
			F	150	43	58	13	261	0.546	0.5~0.3
	Hs	hs	E	289	107	88	28	512	0.420	0.7~0.5
5	B	b	A	148	52	62	15	277	1.396	0.3~0.2
6	O	o	C	141	52	52	20	265	0.034	0.9~0.8
			F	145	48	59	12	264	1.946	0.2~0.1
7	S	s	D	250	82	87	29	448	0.004	>0.9
			F	153	40	55	16	264	0.061	0.9~0.8

* A=OUM 19×Nigrinudum B=OUM 19×Colsess Ia C=OUM 19×Orange lemma
D=Smyrna×OUM 19 E=露82号×OUM 25 F=OUM 25×Col. orange ($X_c x_c$)

gs_2 遺伝子は第3染色体を除く他の染色体上の標識遺伝子とは、それぞれ独立であった。そこで、連鎖関係のみられた第3染色体上の渦性遺伝子 uz , xantha 遺伝子 x_c , 白色穎遺伝子 al 間相互の位置関係を、 F_2 および1交雑の F_3 について調べ、その結果を第7表に示した。

第7表から明らかなように、 gs_2 遺伝子は第3染色体上の渦性遺伝子 uz と 35.09 %、xantha 遺伝子 x_c と 40.58 % および白色穎遺伝子 al と 44.28 % の組換え価で連鎖していた。そこで、これら遺伝子の位置関係を第2図に掲げた。いままでに報告されている結



第2図 gs_2 遺伝子と第3染色体上の標識遺伝子との位置関係

*Takahashi *et al.* (1974) による

第 7 表 gs_2 遺伝子および第 3 染色体上の標識遺伝子相互の連鎖関係

連鎖遺伝子	資料源	交雑*	連鎖相	分離**	計	組換え価 (%)
$Gs_2\ gs_2 \sim Uz\ uz$	F_2	A	相反	171:39:44:23	277	38.66
	F_2	B	"	150:55:43:31	279	40.57
	F_2	C	"	158:35:28:44	265	25.56
	F_2	D	"	257:80:58:53	448	35.76
	F_2	E	"	323:73:74:42	512	37.34
$Gs_2\ gs_2 \sim X_c\ x_c$	F_2	F	相反	193:—:71:—	264	43.95
	$F_3(aB)$	F	"	33:38	71	36.54
	$F_3(AB)$	F	"	19:43:32:99	193	43.37
$Gs_2\ gs_2 \sim Al\ al$	F_2	E	相反	274:122:89:27	512	44.28 ± 3.46
$Uz\ uz \sim X_c\ x_c$	F_2	F	相反	205:110:97:1	413	9.70
	$F_3(aB)$	F	"	84:17	101	9.19
	$F_3(AB)$	F	"	1:10:21:131	163	10.76
$Uz\ uz \sim Al\ al$	F_2	E	相反	250:113:147:2	512	11.96 ± 4.36

* A=OUM 19×Nigrinudum B=OUM 19×Colseess Ia C=OUM 19×Orange lemma

D=Smyrna×OUM 19 E=露82号×OUM 25 F=OUM 25×Col. orange ($X_c x_c$)** $F_2=AB:Ab:aB:ab$ $F_3(aB)=aaBB:aaBb$ $F_3(AB)=AABB:AaBB:AABb:AaBb$

果を参照してみると, gs_2 遺伝子座は第 3 染色体の短腕上にあり, しかも absent lower laterals 遺伝子座 als に近接しているものと考ええる.

3. 滑芒変異体 (OUM 195)

大麦の芒には, その両縁や中央稜に多くの鋸歯があるが, 芒の先端を除く大部分は鋸歯がなく平滑なものがある. これは滑芒と呼ばれ, 面白いことには柱頭の毛も少ないのが一般である. このような滑芒変異は, 人為突然変異体の中にも見出されている.

滑芒変異の遺伝性については, いままでにいくつかの報告があり, それらの多くは滑芒変異が単劣性の遺伝ををするとしている. そして, 滑芒遺伝子として, $r \sim r_4$ の 4 遺伝子が明らかになっている (Smith 1951, Nilan 1964 参照). r 遺伝子は第 7 染色体上にあり, 標識遺伝子として広く用いられている. r_2 は遺伝子は半滑芒遺伝子で, r 遺伝子と同じ第 7 染色体にあり, 両者は 26.0 % の組換え価で連鎖している (Atkins & Frey 1957). また, r_3 遺伝子は第 2 または第 4 染色体上に (Wells 1958, Jenkins 1950), r_4 遺伝子は第 1 染色体上にある (Smith 1950 参照).

本実験では EMS 処理によって得た一つの滑芒変異体 (OUM 195) の特性と変異形質の遺伝性を明らかにした.

a. 変異体の特性

OUM 195 の芒の特性を知るために, 粗芒型の原品種, 赤神力を対照とし, さらに r 遺伝子をもつことの明らかなトルコ 179 と Minn. 90-5 の滑芒 2 系統を参考材料として加

え、これら4系統について、つぎの要領で芒の鋸歯の分布状況と鋸歯の長さを調べた。各系統から10個体を選び、主稈の穂の中央部の主列芒について、芒の長さを10等分して各区内の鋸歯を数え、1cmあたりの値で示した。また、鋸歯の長さは芒の先端から約 $\frac{1}{4}$ 下った部位で測定した。

第8表によれば、OUM 195の芒の鋸歯の分布は赤神力と明らかに異なり、芒の下半分ではほとんどみられず、とくに芒の基部 $\frac{1}{3}$ の部分では完全に鋸歯がないことがわかった。

第8表 OUM 195と3系統の芒の鋸歯の分布、鋸歯の長さおよび柱頭の毛の数と稔性

系統名	1cm あたり 鋸 歯 数										鋸歯長 (mm)	柱頭 の毛 の数	稔性 (%)
	I*	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X			
OUM 195	0.0	0.0	0.0	0.3	1.1	6.0	12.9	28.5	41.5	57.0	0.10	14.4	56.3
赤 神 力	79.2	70.4	66.8	66.9	66.7	72.0	73.6	80.8	88.1	96.8	0.20	112.2	96.8
トルコ179	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.6	16.0	31.3	47.5	0.07	45.2	80.3
Minn. 90-5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	5.3	22.5	59.1	101.8	0.10	51.2	97.5

* I~X=芒を10等分したときの基部~頂部

しかも、鋸歯の長さはOUM 195で短く、赤神力の約半分であった。また、比較のために加えた滑芒2系統は共通して芒の下半分に鋸歯がなく、鋸歯の長さもOUM 195程度か若干短い。

柱頭の毛については、芒の鋸歯を調べた同じ穎花から子房を取り出し、柱頭に生える毛の数を調査し、柱頭1本あたりの毛の数で表示した。また、主列穎花の稔性も調べた。第8表の右端に示すように、OUM 195の柱頭の毛は他の系統より明らかに少なく、稔性も約半分に低下した。トルコ179とMinn. 90-5の滑芒系統の柱頭の毛は赤神力の約 $\frac{1}{2}$ であり、稔性はトルコ179で若干低下した。

このように、OUM 195は他の滑芒系統に比べて鋸歯が多いにもかかわらず、柱頭の毛が少なく、稔性の低下が著しい。この点で r 遺伝子による滑芒変異とは明らかに異なる。

b. 変異形質の遺伝

OUM 195とトルコ179との交雑 F_1 の芒は、すべて粗芒であった。したがって、この滑芒変異遺伝子は r 遺伝子とは異なるといえる。つぎに、OUM 195と連鎖分析用の3系統

第9表 OUM 195と連鎖分析用系統との雑種 F_2 における滑芒の分離

交 雑	粗 芒	滑 芒	計	χ^2 (3:1)	P
OUM 195 × Nigrinudum	256	75	331	0.968	0.5~0.3
OUM 195 × Colsess Ia	39	17	56 ⁺	2.558	0.2~0.1
OUM 195 × Orange lemma*	236	52	288	7.408	0.01>
OUM 195 × Orange lemma**	376	105	481	2.579	0.2~0.1

⁺: 三叉芒個体を除いて調査

*, **: 1969年および1970年の成績

と交雑し、それらの F_2 における粗芒と滑芒の分離を調べた。

第9表の3交雑のうち、Colsess Ia との交雑については F_2 個体の $\frac{3}{4}$ が三叉芒であるため、粗芒と滑芒の区別が困難であった。そこで、三叉芒を除く個体について芒の粗滑性を調べた。また、Orange lemma との交雑では、1969年の試験で滑芒個体が期待値より明らかに少なかったため、翌年、再び同じ交雑の F_2 集団を栽培し、分離状況を調べた。その結果、3交雑とも、粗芒と滑芒の分離比が3:1に適合するので、この滑芒変異も単劣性遺伝子によって支配されると考えた。ここに、第5番目の滑芒変異遺伝子として、(r_5)と仮称する。

c. 変異遺伝子の連鎖関係

上記の3交雑の F_2 について、第10表に掲げる標識遺伝子と滑芒変異遺伝子(r_5)との独立性を検定した。滑芒遺伝子(r_5)は裸性遺伝子 n (第1染色体)、6条遺伝子 v (2)、渦性遺伝子 uz (3)、三叉芒遺伝子 K (4)、黒色穎遺伝子 B (5) および C型底刺遺伝子 s (7) とそれぞれ独立の分離を示した。しかし、第6染色体上の橙色穎遺伝子 o とは連鎖関係にあった。

第10表 (r_5) 遺伝子と七つの染色体上の標識遺伝子との独立分離 (F_2)

染色体	標識遺伝子		交雑	粗芒 (X)		滑芒 (x)		計	χ^2_L	P
	Y	y		Y	y	Y	y			
1	N	n	C*	188	48	38	14	288	1.211	0.3~0.2
2	V	v	A	200	56	58	17	331	0.040	0.9~0.8
3	Uz	uz	A	188	68	48	27	331	2.311	0.2~0.1
			C*	168	68	32	20	288	0.889	0.5~0.3
4	K	k	B	166	39	—	17	222	0.872 ⁺	0.5~0.3
				(X+x)						
5	B	b	A	189	67	52	23	331	0.511	0.5~0.3
6	O	o	C*	147	89	50	2	288	24.499	極小
			C**	247	129	104	1	481	45.334	"
7	S	s	A	196	60	52	23	331	1.507	0.3~0.2
			C*	179	57	34	18	288	1.784	0.2~0.1

A=OUM 195×Nigrinudum B=OUM 195×Colsess Ia C=OUM 195×Orange lemma

*, **=1969年および1970年の成績

+ = 12:3:1 としての χ^2_L 値

そこで、Orange lemma との交雑について F_2 系統を栽培し、系統内の滑芒と橙色穎の分離を調べ、その結果を第11表に掲げた。この交雑は前述のように、*で示した1969年の F_2 試験の滑芒個体数が理論値よりも少なかった。そのため、**で表わした次年の結果も加えて平均すると、(r_5) 遺伝子と o 遺伝子との組換え価は11.77%となった。

いままでに報告された滑芒遺伝子のうち、 $r_2 \sim r_4$ 遺伝子をもつ系統が入手困難であるため、(r_5) 遺伝子との相同性検定はできなかった。しかし、これらの遺伝子は前述のとおり、

第11表 OUM 195 と Orange lemma との交雑における (r_s) 遺伝子と
第6染色体上の O 遺伝子との連鎖関係

連鎖遺伝子 $Aa \sim Bb$	資料源	分離†	計	組換え価(%)
$(R_s r_s) \sim O o$ (相反)	F_2	147:89:50:2	288	16.86
	$F_3(Ab)$	70:17	87	10.83
	$F_3(aB)$	36:9	45	11.11
	$F_3(AB)$	3:23:20:100	146	18.88
	F_2	247:129:104:1	481	9.49
	$F_3(Ab)$	73:13	86	8.18
	$F_3(aB)$	38:9	47	10.59
				$14.15 \pm 1.61^*$
				11.77 ± 1.19
				$8.97 \pm 1.75^{**}$

† $F_2 = AB:Ab:aB:ab$ $F_3(Ab) = AAbb:Aabb$ $F_3(aB) = aaBB:aaBb$
 $F_3(AB) = AABB:AaBB:AABb:AaBb$

*, ** = 1969 年および 1970 年の成績

いずれも第6染色体上にはないことから、(r_s) 遺伝子がまったく別の新しい滑芒遺伝子であることは確かであろう。つぎに、第6染色体の連鎖群は発見が新しい (Ramage *et al.* 1961) ため標識遺伝子は少なく、しかも、それらは橙色穎遺伝子 o と密接に連鎖したもののばかりである (Robertson 1971)。その点、(r_s) 遺伝子は o 遺伝子と 11.77 % の組換え価で連鎖していることから、有用な標識遺伝子と考える。

摘 要

EMS 処理によって得た3種類の大麦変異体について、それらの特性、変異形質の遺伝および変異遺伝子の連鎖関係を調べた。その結果は、つぎのように要約される。

1. OUM 215 の葉緑素変異は半優性遺伝子 X_a によって支配される。そして、この遺伝子はとくにクロロフィル b の生成を阻害するか、あるいは破壊する作用をもつ。この作用効果は生育温度によってあまり影響されなかった。

2. OUM 17~31 の 15 glossy sheath 変異体についての相同性検定の結果、これらを8群にわけた。そのうち4群はそれぞれ gs_1 , gs_2 , gs_3 および gs_6 遺伝子座で変異したのであり、他の3群は未知の遺伝子座の変異であった。残りの1群は未確認である。

gs_1 遺伝子は第4染色体上の三叉芒遺伝子 K と連鎖しているとの報告があるが、 K とは勿論のこと、同連鎖群の f_6 , gl_3 , Bl , yh および Hs の各遺伝子とも独立であった。 gs_2 遺伝子は第3染色体上の渦性遺伝子 uz と 35.09 % の組換え価を示し、おそらく absent lower laterals 遺伝子 als と密接に連鎖しているであろう。

3. OUM 195 の滑芒変異体は、第7染色体上の滑芒遺伝子 r をもつ系統より、芒の鋸歯が多いにもかかわらず柱頭の毛が少なく、稔性の低下が著しい。この変異遺伝子 (r_s) は第6染色体上の橙色穎遺伝子 o と 11.77 % の組換え価で連鎖している。

文 献

- Atkins, R. E. and Frey, K. J., 1957. Inheritance of awn barbing in two barley crosses. *Agron. J.* 49 : 558—560.
- Jenkins, C. J., 1950. Inheritance of certain characters and linkage relationships of factors on chromosome IV in barley. M.Sc. Thesis, Utah Sta. Univ. pp. 41 typed. (Smith 1951 より引用)
- Koski, V. K., 1950. Chlorophyll formation in seedlings of *Zea mays* L. *Arch. Bioch.* 29 : 339—343.
- Lundqvist, U., Wettstein-Knowles, P. von and Wettstein, D. von, 1968. Induction of *eceriferum* mutants in barley by ionizing radiations and chemical mutagens. II. *Hereditas* 59 : 473—504.
- McProud, W. L., 1971. Genetics, phenotypes, agronomic & malting performance of glossy sheath mutants in barley (*Hordeum vulgare* L.). Ph. D. Thesis, Montana Sta. Univ. pp. 72.
- Nilan, R. A., 1964. The cytology and genetics of barley, 1951—1962. Monog. Sup. 3. Research Studies. pp. 278, Washington Sta. Univ.
- Ramage, R. T., Burham, C. R. and Hagberg, A., 1961. A summary of translocation studies in barley. *Crop Sci.* 1 : 277—279.
- Robertson, D. W., 1971. Recent information of linkage and chromosome mapping. *Barley Genetics* II : 220—242.
- Rusmusson D. C. and Lambert, J. W., 1965. Inheritance of the glossy-sheath character in barley. *Crop Sci.* 5 : 251—253.
- Smith, L., 1951. Cytology and genetics of barley. *Bot. Rev.* 17 : 1—15, 133—202, 285—355.
- Takahashi, R. and Hayashi, J., 1966. Inheritance and linkage studies in barley. II. Assignment of several new mutant genes to their respective linkage groups by the trisomic method of analysis. *Ber. Ohara Inst. landw. Biol. Okayama Univ.* 13 : 185—198.
- Takahashi, R., Hayashi, J., Konishi, T. and Moriya, I., 1972 a. Inheritance and linkage studies in barley. V. Locating of several new mutant genes. *Ber. Ohara Inst. landw. Biol. Okayama Univ.* 15 : 147—168.
- Takahashi, R., Hayashi, J. and Moriya, I., 1972 b. New linkage data obtained in 1971. *Barley Genetics Newsletter* 2 : 74—76.
- Takahashi, R., Hayashi, J. and Moriya, I. 1974. Several new linkage data obtained during 1972—73 season. *Barley Genetics Newsletter* 4 : 74—76.
- Walker, G. W. R., Dietrich, J., Muller, R. and Kasha, K., 1963. Recent barley mutants and their linkages. II. Genetic data for further mutants. *Can. J. Genet. Cytol.* 5 : 200—219.
- Wells, S. A., 1958. Inheritance of reaction to *Ustilago hordei* (Pres.) Lagerh. in cultivated barley. *Can. J. Plant Sci.* 38 : 45—60.